Über den Aufbau der Stridulationslaute der saltatoren Orthopteren

Von

Prof. a. D. Dr. Johannes Regen, Wien

(Vorgelegt in der Sitzung am 10. Juli 1930)

Die im Jahre 1913 begonnenen Untersuchungen über die Stridulationslaute von *Liogryllus campestris* L. ♂ (= *Gryllus campestris* L. ♂)[1] wurden nach verschiedenen Richtungen hin fortgesetzt und führten bisher zu den nachstehenden Ergebnissen.

Die Zirplaute sind akustische Gebilde, die durch einen raschen periodischen Intensitätswechsel gekennzeichnet sind. In dieser Hinsicht sind sie, namentlich jene der hellzirpenden Grylliden, dem r-Laut der menschlichen Sprache ähnlich.

Zwei Schwingungsgruppen wechseln miteinander ab: eine, deren einzelne Schwingungen verhältnismäßig große Amplituden besitzen (große Schwingungsgruppe), und eine zweite, deren einzelne Schwingungen verhältnismäßig kleine Amplituden aufweisen (kleine Schwingungsgruppe). Beide Gruppen zusammen ergeben eine Periode.

In vielen Fällen wird in einer solchen Periode die kleine Schwingungsgruppe durch eine kurze Pause ersetzt.

Im Hinblick darauf kann man zwei Arten von Perioden unterscheiden.

1. Solche, die aus zwei Schwingungsgruppen, einer großen und einer kleinen, bestehen (Typus I), und
2. solche, die aus einer Schwingungsgruppe und einer kurzen Pause zusammengesetzt sind (Typus II). Diese Schwingungsgruppe entspricht der großen Schwingungsgruppe der Perioden vom ersten Typus.

Bezeichnen wir die großen Schwingungsgruppen eines Zirplautes der Reihe nach mit $A, B, C, D, \ldots$, die kleinen Schwingungsgruppen entsprechend mit $a, b, c, d, \ldots$ und die kurzen, $a, b, c, d, \ldots$ ersetzenden Pausen der Reihe nach mit $p_a, p_b, p_c, p_d, \ldots$ dann versinnbildlicht

$$A a B b C c D d \qquad 1)$$

einen Zirplaut, der aus vier Perioden des Typus I,

$$A p_a B p_b C p_c D p_d \qquad 2)$$

einen Zirplaut, der aus vier Perioden des Typus II aufgebaut ist.

Durch 1) und 2) werden sohin die zwei Grundformen der Zirplaute dargestellt.

---

[1] Regen J., Untersuchungen über die Stridulation von *Gryllus campestris* L. ♂ unter Anwendung der photographischen Registriermethode. Zoolog. Anzeiger, Bd. XLII, Nr. 3, vom 6. Juni 1913.

Hiebei ist zu bemerken:

1. Der Zirplaut beginnt fast immer mit der großen Schwingungsgruppe.

2. Bei vielen Zirplauten, namentlich aber bei denen der Acridiiden, sind die ersten Perioden bedeutend schwächer entwickelt als die späteren und folgen häufig anfangs etwas zögernd aufeinander.

3. Jeder einzelne Zirplaut ist beinahe ausnahmslos aus Perioden des gleichen Typus aufgebaut.

4. Wird an die erste Periode keine weitere angeschlossen, so ist der Zirplaut zu Ende. Solche Zirplaute, die nur aus einer einzigen Periode bestehen, wurden jedoch selten beobachtet und bisher nur bei *Oecanthus pellucens* Scop. ♂ festgestellt. In der Regel sind die Zirplaute aus mehreren Perioden zusammengesetzt; bei *Liogryllus campestris* L. ♂ z. B. aus 3 bis 6, bei *Oecanthus pellucens* Scop. ♂ aus 1 bis etwa 30, bei *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ (= *Pholidoptera aptera* Fab. ♂) aus 4 bis 5, bei *Decticus verrucivorus* L. ♂ in der Regel aus 2, bei *Chorthippus parallelus* Zett. ♂ aus etwa 8 bis 16 Perioden usw.

5. Das Ende der Zirplaute wird verschieden gestaltet.

a) Die Zirplaute von der Grundform 1) enden entweder mit der kleinen oder mit der großen Schwingungsgruppe.

b) Die Zirplaute von der Grundform 2) enden mit der großen Schwingungsgruppe. Die kurze Pause der letzten Periode geht ohne sichtbare Grenze in die dem Zirplaut nachfolgende große Pause über.

c) Hie und da, so namentlich bei *Liogryllus campestris* L. ♂, enden die Zirplaute mit einem Nachklang. Bei der genannten Spezies wird der Nachklang unmittelbar an die kleine Schwingungsgruppe, beziehungsweise an die kurze Pause der letzten Periode angeschlossen und beginnt mit einer Gruppe von Schwingungen, die verhältnismäßig große Amplituden besitzen. Die Amplituden nehmen nach kurzer Zeit ab und die genannte Schwingungsgruppe geht nun in eine oder einige kleinere Schwingungsgruppen über. An diese schließt sich eine lange Reihe von auffallend regelmäßig verlaufenden Schwingungen an, deren Schwingungsweite so langsam abnimmt, daß der Beginn der nachfolgenden großen Pause zumeist schwer feststellbar ist. Nicht selten treten im Nachklang schwebungsähnliche Gebilde auf, bei denen sich die Anschwellungen und Abschwächungen kontinuierlich abnehmend einige Male wiederholen.[1]

Die Oszillogramme verschieden stark tönender Zirplaute haben gezeigt, daß es hauptsächlich die Amplituden der großen Schwingungsgruppen sind, die durch Änderung ihrer Größe die Änderung

[1] Bei *Liogryllus campestris* L. ♂ bewegen sich die Elytren, nachdem der eigentliche Zirplaut beendet ist, beinahe während des ganzen Nachklangs weiter, ohne jedoch dabei einander zu berühren.

der Schallstärke bewirken. In Fällen, in denen die Männchen ihre Zirplaute mit ganzer Kraft hervorbringen, wie etwa beim rivalisierenden Gesang, nehmen überdies die großen Schwingungsgruppen auf Kosten der kleinen Schwingungsgruppen, beziehungsweise der kurzen Pausen fast die ganze Zeitspanne einer Periode für sich in Anspruch.

In bezug auf die Nullinie[1] zeigen die Schwingungen in ihrem Verlauf verschiedene Symmetrieverhältnisse:

1. Die Schwingungen spielen sich zur Nullinie symmetrisch oder beinahe symmetrisch ab. Die große, beziehungsweise die große und die kleine Schwingungsgruppe besteht aus zahlreichen Schwingungen, die der Tonhöhe des Stridulationslautes entsprechen.

2. Die Schwingungen verlaufen zur Nullinie assymmetrisch. Hiebei sind nun zwei Fälle zu unterscheiden:

a) Die große Schwingungsgruppe besteht aus zahlreichen Schwingungen, die der Tonhöhe des Zirplautes entsprechen.

b) Die große Schwingungsgruppe besteht aus einer einzigen oder nur aus einigen wenigen großen Schwingungen. Darüber gelagert sind die Schwingungen, die der Tonhöhe des Zirplautes entsprechen.

Die beiden Typen der Perioden erhalten dadurch eine weitere Ausgestaltung; denn sowohl beim ersten als auch beim zweiten Typus können die Schwingungen zur Nullinie symmetrisch oder assymmetrisch verlaufen.

Bezeichnen wir nun bei den beiden Typen I und II die zur Nullinie symmetrisch verlaufenden Schwingungen mit *S*, die assymmetrisch verlaufenden *a)* mit *T*, *b)* mit *W*, so erhalten wir folgende Formen von Perioden:

I *S*, I *T*, I *W*
II *S*, II *T*, II *W*.

In den meisten Fällen besteht eine Periode nur aus einer großen und einer kleinen Schwingungsgruppe oder nur aus einer großen Schwingungsgruppe und einer kurzen Pause. Neben diesen einfach zusammengesetzten Perioden — und nur von solchen war bis jetzt die Rede — treten bei einigen Stridulationslauten auch mehrfach zusammengesetzte Perioden auf. Es sind dies Perioden, bei denen sowohl die große als auch die kleine Schwingungsgruppe aus je zwei oder mehreren Teilen zusammengesetzt sind. Die einzelnen Teile treten bei diesen Perioden gerade so konstant auf wie die Schwingungsgruppen der einfach zusammengesetzten Perioden. Sie unterscheiden sich dadurch wesentlich von jenen Perioden, bei denen der normale Schwingungsverlauf an einzelnen Stellen durch Einschaltung einiger Schwingungen von sehr kleiner Amplitude oder anderswie jäh unterbrochen wird, wobei dann die betreffenden Schwingungsgruppen, namentlich aber die großen, wie zerklüftet erscheinen. Die einzelnen durch solche »Zerklüftung« entstandenen Teile treten

---

[1] Die gerade Linie, die der Lichtpunkt, wenn er sich in Ruhe befindet, auf das ablaufende lichtempfindliche Papier des Oszillographen zeichnet.

nicht konstant auf und verändern überdies von Periode zu Periode auch ihre Größe und ihre Gestalt.

Bei den verhältnismäßig langen Stridulationslauten der Acridiiden kommen hie und da ganze Gruppen von Perioden vor, die, falls der Stridulationsapparat nur auf der einen Seite betätigt wird, besonders deutlich hervortreten. Eine solche Gruppe besteht zumeist aus einer größeren Anzahl von Perioden, deren erste durch eine auffallend ausgedehnte große Schwingungsgruppe gekennzeichnet ist.

Allem Anscheine nach sind jeder Spezies mehrere Arten von Perioden eigentümlich, aus denen jeweils ihre Zirplaute zusammengesetzt sein können.

Die Männchen von *Liogryllus campestris* L. z. B. verwenden einfach zusammengesetzte Perioden von den Formen I *S* und II *S*, nicht selten aber auch mehrfach zusammengesetzte Perioden von der Form II *S*.

Thamnotrizon apterus Fab. ♂ baut seine Zirplaute aus einfach zusammengesetzten Perioden von der Form I *S* auf, bei denen die großen Schwingungsgruppen mehr oder weniger zerklüftet sind.

Chorthippus parallelus Zett. ♂ verwendet einfach zusammengesetzte Perioden I *S* und II *S*, deren große Schwingungsgruppen manchmal ziemlich stark zerklüftet erscheinen.

Außerordentlich prächtig gestaltet sich der Aufbau der Stridulationslaute bei *Oecanthus pellucens* Scop., denn die Männchen dieser Spezies verfügen über eine große Anzahl scharf ausgeprägter Perioden. Sie formen ihre zumeist auffallend rein tönenden Zirplaute aus den einfach zusammengesetzten Perioden I *S*, I *W*, II *S*, II *T*, II *W*, ferner aus den mehrfach zusammengesetzten Perioden von der Form I *S* und endlich aus verschiedenen Übergangsperioden.

Über wie viele Perioden aber eine Spezies auch verfügen mag, stets verwendet sie — von ganz seltenen Ausnahmen abgesehen — zum Aufbau ein und desselben Zirplautes in seinem ganzen Verlauf immer nur Perioden von derselben Form.

Solche Ausnahmen wurden bisher hauptsächlich bei *Oecanthus pellucens* Scop. ♂ vorgefunden. Während nämlich, wie gesagt, in der Regel bei jedem Zirplaut sowohl die erste als auch alle nachfolgenden Perioden dieselbe Form haben, macht das Männchen dieser Spezies mitunter plötzlich eine Ausnahme. Es beginnt z. B. in einem solchen Falle einen Zirplaut mit einer Periode von der Form I *S*, setzt ihn aber nicht mit Perioden derselben Form I *S* weiter fort, sondern etwa mit solchen von der Form I *W*.

Neben den erwähnten, den Aufbau der Zirplaute betreffenden Ausnahmen kommen noch andere, ebenfalls seltene Ausnahmen vor, welche aber die Aufeinanderfolge der Perioden betreffen. Während sich nämlich sonst die einzelnen Perioden eines Zirplautes regelmäßig aneinanderreihen, wurden Fälle festgestellt, in denen einzelne Perioden oder kleine Gruppen von Perioden am Beginn oder gegen die Mitte des Zirplautes hin durch deutliche Pausen von der nachfolgenden,

beziehungsweise von der vorangehenden und nachfolgenden Periodenreihe getrennt werden.

Aus den vorstehend angeführten Beispielen ist ersichtlich, daß auch verschiedene Spezies bei dem Aufbau ihrer Zirplaute Perioden von gleicher Form verwenden. Trotzdem sind nach den bisherigen Ergebnissen der Untersuchungen solche Zirplaute der verschiedenen Spezies einander niemals vollkommen gleich. Alle Perioden von der Form I *S* — um ein Beispiel anzuführen — bestehen, wie erwähnt, aus zwei Gruppen von Schwingungen, einer großen und einer kleinen, die symmetrisch zur Nullinie verlaufen. Aber sowohl der zeitliche Verlauf dieser beiden Gruppen als auch die Wellenlänge und die Amplitude der einzelnen Schwingungen sind sogar bei nahe verwandten Spezies so verschieden voneinander, daß man sofort zu erkennen in der Lage ist, von welcher Spezies die betreffende Periode I *S* stammt, falls man sie nur einmal zu Gesicht bekommen hat.[1] Gerade darin aber liegt die Schwierigkeit dieser Untersuchungen. Denn in den meisten Fällen verwenden die Männchen der einzelnen Spezies stunden-, ja tagelang immer die gleiche Periode bei ihren Zirplauten, so daß es zunächst den Anschein erweckt, als ob alle Zirplaute dieser Spezies immer gleich gebaut wären. Dann tritt plötzlich ein Wechsel ein und dasselbe Männchen verwendet nun zum Aufbau seiner Zirplaute andere Perioden, die sich aber ebenfalls für die betreffende Spezies als charakteristisch erweisen.

Die Zeitdauer, innerhalb derer sich die einzelnen Perioden abspielen, variiert nicht nur von Spezies zu Spezies, sondern auch bei verschiedenen Stridulationslauten ein und derselben Spezies. Bei den Zirplauten von *Liogryllus campestris* L. ♂ z. B. beträgt unter normalen Verhältnissen die Dauer der großen Schwingungsgruppen 0·008 bis 0·037 Sekunden, die der kleinen Schwingungsgruppen, beziehungsweise der kurzen Pausen 0·003 bis 0·016 Sekunden. Bei den Zirplauten von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ und *Chorthippus parallelus* Zett. ♂ lauten die entsprechenden Zahlen der Reihe nach: 0·006 bis 0·025 Sekunden, beziehungsweise 0·004 bis 0·028 Sekunden und 0·156 bis 0·252 Sekunden, beziehungsweise 0·038 bis 0·153 Sekunden. Innerhalb ein und desselben Zirplautes hingegen sind die Abweichungen manchmal ganz unbeträchtlich. So variierte z. B. in einem aus 12 Perioden von der Form I *S* zusammengesetzten Zirplaut bei *Oecanthus pellucens* Scop. ♂ die Dauer der großen Schwingungsgruppen nur um zirka 0·003 und die der kleinen Schwingungsgruppen nur um zirka 0·002 einer Sekunde.

In Fällen, wo die Schwingungen der beiden Schwingungsgruppen allmählich ineinander übergehen, ist eine scharfe Grenzbestimmung zwischen der großen und der kleinen Schwingungsgruppe nicht möglich.

Die Stridulationslaute stellen, von den rein tönenden Zirplauten von *Oecanthus pellucens* Scop. ♂ abgesehen, eigenartige Gemenge

[1] Das menschliche Ohr kann dem Aufbau dieser akustischen Gebilde beinahe nichts wahrnehmen.

von Tönen und Geräuschen dar, bei denen bald die Töne, bald die Geräusche stärker hervortreten. Höchst charakteristisch für diese Stridulationsgeräusche ist die Erscheinung, daß mitten im Geräusch Töne auftreten, und zwar zumeist Töne von ungleicher Höhe, die bald kurz nacheinander, bald wieder gleichzeitig erklingen.[1] Im letzteren Falle stellen sich, wie die aufeinanderfolgenden Maxima und Minima der Amplituden bei den Oszillogrammen andeuten, Anschwellungen und Abschwächungen des Zirplautes ein, die man als Schwebungen auffassen kann. Es kommen auch Zirplaute vor, die zur Gänze von solchen Schwebungen durchsetzt sind.

Werden während der Registrierung bei den Stridulationslauten bestimmte Frequenzbereiche ausgeschaltet, so erhält man von solchen künstlich veränderten Zirplauten natürlich andere Stridulationskurven als von normalen. Überraschend bei diesen Versuchen war aber die Erscheinung, daß solche Zirplaute — untersucht wurden die Stridulationslaute von *Oecanthus pellucens* Scop. ♂, die in der Regel zwischen c_4 und a_4 liegen — nach Ausschaltung aller Frequenzen über 300 nicht etwa verstummten, sondern auffallend tief weiter ertönten. Dieser tiefe Ton wurde vom menschlichen Ohr bei unveränderten Zirplauten in keinem einzigen Falle wahrgenommen.

Schlußbemerkung.

Bei der Registrierung der Zirplaute bediente ich mich bisher des Oszillographen und des Saitengalvanometers. Zur allgemeinen Orientierung über den Verlauf der einzelnen Stridulationslaute und Stridulationsgesänge waren Dauerversuche erforderlich. Dabei wurden die Stridulationslaute mittels eines Schreibhebels auf dem berußten Papier eines Schleifenkymographions registriert. Die verschiedenen Versuchsanordnungen und die mannigfaltigen Stridulationskurven werden in der abschließenden Arbeit vorgeführt werden.

Die Untersuchungen werden fortgesetzt.

---

[1] So wurden, um einige besonders interessante Beispiele anzuführen, in ein und demselben Zirplaut je eines einzelnen Tieres bisher folgende Töne festgestellt. Bei *Liogryllus campestris* L. ♂ vorherrschend solche von zirka 4270 und außerdem solche von zirka 2860 Schwingungen, bei *Chorthippus parallelus* Zett. ♂ vorherrschend solche von zirka 700, daneben solche von zirka 350 und außerdem solche von zirka 1160 Schwingungen und bei *Chorthippus longicornis* Latr. ♂ vorherrschend solche von zirka 350 und außerdem solche von zirka 820 Schwingungen.